Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **17**, 1995,
section B, *Adansonia*, nos 1-2 : 59-67.

Relations phylogénétiques et cytobiologiques entre le complexe de *Campanula edulis* Forssk. et *C. bordesiana* Maire (*Campanulaceae*)

J. CONTANDRIOPOULOS

Résumé : L'étude comparée morphologique et caryologique du complexe de *Campanula edulis* Forssk. et de *C. bordesiana* Maire subsp. *bordesiana* met en évidence leur parenté accompagnée d'un important polymorphisme chez le premier, indépendant des races chromosomiques qui le composent, et d'une réelle homogénéité morphologique chez le second avec un nombre chromosomique dodécaploïde au Hoggar. Le nombre 2n = 84 qui se retrouve chez les deux n'a pas la même signification évolutive. Chez le premier, il correspond à un néopolyploïde alors que chez le second il caractérise un paléopolyploïde.

Summary : Morphological and caryological studies on the *Campanula edulis* Forssk. complexe and *C. bordesiana* Maire subsp. *bordesiana* show : 1) relationship between the composants of the former group with a well marked polymorphism independently of the chromosomical races ; 2) a morphological homogeneity within the latter with a dodecaploid chromosome number (2n = 84). The evolutive significance of this number 2n = 84 may be different with a neopolyploid category for the first and a paleopolyploid concerning the second group.

Juliette Contandriopoulos, Biosystématique et Ecologie méditerranéenne, Université de Provence, Centre Saint Charles, case 4, 3 Place Victor Hugo, 13331 Marseille Cedex 03, France.

INTRODUCTION

Au cours d'un voyage au Yémen en 1990, nous avons été attirée par l'abondance et l'importance du complexe de *Campanula edulis* Forssk. (1775) et des parentés morphologiques qu'il présentait avec *C. bordesiana* Maire (1929) du Hoggar et du Tibesti.

C. edulis possède une large distribution géographique en Asie occidentale, dans les montagnes Nord-occidentales du Yémen et dans le Nord de l'Arabie Saoudite en prolongation avec la même chaîne montagneuse. Il est également signalé en Afrique orientale et centrale : au Soudan, en Ethiopie jusqu'à l'Est du Zaïre et le Nord de la Tanzanie. Au Kenya, il semble assez rare, connu seulement de la chaîne des Aberdares et des monts Chyulu. *C. edulis* est un orophyte qui habite les fissures des rochers, tapisse les vieux murs ou se rencontre encore dans des arènes granitiques au pied des falaises, éventuellement dans des prairies rocailleuses, de préférence dans des lieux humides.

PODLECH (1986) rattache ce taxon à la section *Medium* DC. sous-section *Rupestres* (Boiss.) Fedor. (= sous-section *Saxicolae* (Boiss.) Rech. f. & Schiman-Czeika *p.p.*) caractérisée par le nombre de base x = 7 et comprenant uniquement des espèces vivaces polyploïdes, en majorité tétraploïdes.

En raison de la très grande variabilité morphologique de cette campanule, nous avons récolté dans chaque station les spécimens qui nous paraissaient le mieux illustrer ce polymorphisme. Le nombre de plantes prélevées dans chaque localité reflète cette variabilité. Lorsqu'une station semblait homogène, les prélèvements de matériel étaient restreints, contrairement à ce qui a été réalisé dans les localités où le polymorphisme se révélait important.

Dans le Tableau 1, nous donnons pour les 10 stations examinées les nombres chromosomiques des échantillons correspondants.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Nous avons utilisé la méthode classique des écrasements au carmin acétique. Les boutons floraux ont été fixés directement sur le terrain à l'alcool acétique (4/1) avec mordançage au carmin acétique-acétate ferrique. Dans certains cas, nous avons déterminé les nombres chromosomiques sur des méristèmes radiculaires issus de la germination de graines au laboratoire.

OBSERVATIONS ET RÉSULTATS

Pour les 32 taxons examinés dans notre étude morphologique et caryologique de *C. edulis* (Tableaux 1 et 2, Planche 1), les nombres chromosomiques suivants ont été déterminés au Yémen :

2n = 28	4x	24 plantes	soit	75 %
2n = 56	8x	6 plantes	soit environ	13 %
2n = 70	10x	1 plante	soit environ	3 %
2n = 84	12x	1 plante	soit environ	3 %

Chez *C. edulis,* les nombres déca- et dodécaploïdes 2n = 70 et 2n = 84 sont inédits ; par contre, les races tétra- et octoploïdes avaient déjà été signalées :

— 2n = 28 : au Yémen, à l'Ouest du col situé à 43 km à l'Ouest d'Alram sur la route de Hajjah, 2170 m (PODLECH, 1986) ;

— 2n = 56 : en Ethiopie à Asella et en Tanzanie à Ngorongoro (THULIN, 1975), ainsi qu'au Kenya sur le Mont Meru, 2450 m (HEDBERG & HEDBERG, 1977).

Rappelons que l'endémique du Hoggar *C. bordesiana* subsp. *bordesiana* possède un nombre chromosomique de : 2n = environ 84 (CONTANDRIOPOULOS, 1981) et 2n = 84 (CONTANDRIOPOULOS, inédit).

Une analyse multivariée de *C. edulis* avait été envisagée. Mais ayant pris en considération uniquement les plantes étudiées au point de vue caryologique, le nombre d'exsiccatas examinés dans cette optique nous a paru insuffisant pour permettre ce type de synthèse. Nous avons donc préféré, dans un

premier temps, donner seulement un tableau analytique des caractères morphologiques et caryologiques des plantes récoltées dans une même station sur une très petite surface (1 à 2 m^2). Puis, en fonction des nombres chromosomiques déterminés, une comparaison morphologique a été établie avec les individus issus de stations différentes mais possédant le même nombre chromosomique. Les observations ont été confrontées. Dans le Tableau 2, nous avons mis en exergue les caractères communs, les caractères individuels apparaissant dans les différentes colonnes.

Tout d'abord, il existe des stations où les campanules forment un tout homogène (stations 4 à 9, spécimens *90-23* à *90-35*). Les individus étudiés sont tous tétraploïdes et ne montrent pas de grandes différences morphologiques entre eux. Les plantes, (15-)20-30 cm de hauteur, sont généralement pauciflores (excepté les numéros *90-33* et *90-35*) et plus ou moins ciliées (soit entièrement, soit uniquement à la base des tiges). Les feuilles oblongues, de 15–20(–30) mm de long, présentent un rapport L/l supérieur à 2. Les fleurs sont petites, le plus souvent inférieures à 15 mm (rarement 20-22 mm), avec un rapport P/S (longueurs Pétales/Sépales) compris entre 1,5 et 2.

A l'inverse, dans les autres stations on constate une forte hétérogénéité, en particulier au col de Sumarah (station n° 2), au Djebel Saber (station n° 3), à Tinam (station n° 10) et à Mabar (station n° 1). La remarque essentielle qui s'impose concerne le polymorphisme qui semble indépendant des diverses races chromosomiques (tétra-, octo-, déda- et dodécaploïdes) recensées dans notre matériel, certains caractères morphologiques d'un tétraploïde d'une station pouvant se retrouver chez un octoploïde issu d'une autre localité.

— Au col de Sumarah (n^os^ *90-04* à *90-14*), nous avons dénombré quatre individus tétraploïdes et trois octoploïdes, leurs différences essentielles portent sur les caractères suivants :

Tétraploïdes : Fleurs de (10-)15-20(-25) mm. Feuilles L/l = (1,7-)1,9-3. Plantes généralement pauciflores (excepté le n° *90-10*). Tiges toujours ciliées à la base, la densité de l'indument s'atténuant vers la fleur. Les feuilles sont toujours ciliées sur les nervures et les marges. Les nervures portent des cils souvent dressés, ceux des marges sont recourbés et forment une sorte d'épaississement cireux. Le rapport entre la longueur des pétales et celle des sépales P/S est compris entre 1,5 et 2.

Octoploïdes : Fleurs nettement plus grandes de (20-)25-30 mm. Rapport L/l des feuilles compris entre 2 et 3, parfois 5. Plantes uniflores à pauciflores, entièrement ciliées.

— Par contre, si l'on examine les échantillons du Djebel Saber, stations 3 et 4 *(90-15* à *90-23*), les différences ne sont plus les mêmes. Les tétraploïdes possèdent parfois de grandes fleurs (22-27 mm) mais plus fréquemment des fleurs comprises entre (10-)12-18(-20) mm, alors que celles des octoploïdes ne dépassent pas 20 mm. Un octoploïde est pluriflore, contrairement aux observations précédentes. Le rapport L/l des feuilles varie assez fortement selon les plantes et ne caractérise pas un quelconque degré de polyploïdie.

— Les récoltes effectuées pour nous par L. ZELTNER en 1989 à Tinam vers 2000 m d'altitude s'avèrent extrêmement intéressantes. En effet, nous avons compté sur ce matériel les nombres chromosomiques suivants : 2n = 56, 2n = 70 et 2n = 84. Les deux derniers nombres sont nouveaux pour *C. edulis*. Malheureusement les échantillons d'herbier qui nous ont été adressés ne spécifient pas les témoins individualisés des plantes fixées. Cependant ils confirment la très grande variabilité morphologique de cette campanule. Suivant les plantes, la largeur des feuilles est inférieure à 2,5 mm ou supérieure à 5 mm ; leur longueur inférieure à 12 mm ou supérieure à 26 mm ; celle des cils inférieure ou supérieure à 1 mm ; celle des fleurs inférieure à 10 mm ou supérieure à 15 mm.

TABLEAU 1 : *Campanula edulis* : nombres chromosomiques au Yémen.

Stations	**Témoins**	**2n**
1. Route de Mabar vers Dowran et Alkada, suintements dans une gorge très pentue entre 2300 et 2500 m.		
	90- 01	2n = 28
	90- 02	2n = 28
	90- 03	2n = 28
	90- 04	2n = 28
	90- 05	2n = 28
	90- 06	2n = 28
2. Col de Sumarah, prairie rocailleuse humide à végétation très dense vers 2700 m.		
	90- 07	2n = 56
	90- 08	2n = 56
	90- 09	2n = 28
	90- 10	2n = 28
	90- 11	2n = 28
	90- 12	2n = 56
	90- 14	2n = 28
3. Djebel Saber, flanc Sud, arènes granitiques au pied de vieux murs, 2700 m.		
	90- 15	2n = 28
	90- 16	2n = 28 et 29
	90- 17	2n = 28
	90- 19	2n = 56
	90- 21	2n = 28
	90- 22	2n = 56
4. Djebel Saber, flanc Nord, vieux murs humides, 2900 m.		
	90- 23	2n = 28
5. Kuhlan, falaise surplombant le village vers 2100 m, dans des anfractuosités de rochers suintants.		
	90- 24	2n = 28, n = 14 et 15
	90- 25	2n = 28
	90- 26	2n = 28
6. Route de Kulham vers Thula, suintements au pied des rochers.		
	90- 28	2n = 28
	90- 29	2n = 28
	90- 30	2n = 28
7. Route de Thuma vers Shibam près de At Tawilah, arènes humides, 2500 m.		
	90- 32	2n = 28
8. Route de Sana'a vers Manakhal à 1 km sur la piste de Hataïg, sur des grès, 2400 m.		
	90- 33	2n = 28
9. Hagara, dans des arènes.		
	90- 35	2n = 28
10. Tinam, 2200m.		
	89- 01	2n = 56
	89- 02	2n = 70
	89- 03	2n = 84

TABLEAU 2 : *Campanula edulis* : caractères morphologiques.

CARACTÈRES COMMUNS : pérennes, racines épaisses, pivotantes se terminant en souche rameuse. Capsules à déhiscence basale. Plantes portant des cils de 0,7-1 mm, cireux à la base, formant une sorte de bourrelet sur les marges des feuilles, des calices et des appendices. Graines fines, allongées, luisantes, couleur miel : 1,5-2 mm.

CARACTÈRES DISTINCTIFS :

Station	n° témoins	2n	Hauteur plantes	Tige feuillée		Feuilles sessiles, crénelées, toujours ciliées sur marge et nervures						Fleurs bleu-violacé à blanc. Pétales subovales-arrondis, mucronés, quelques cils à l'apex		
			cm	Caractère	Pilosité	Longueur mm	largeur mm	L/l	Forme	Limbe face sup.	Limbe face inf.	L. pétales mm	L. sépales mm	P/S
1	*90-01*	28	15-25	pauciflore	base ciliée, glabre sup.	20-30	10-13	> 2	oblongue	cils épars	± glabre	12-15	6-8	2
	90-02	28	16-18	pauciflore	fortement ciliée	12-25	3-5	5	oblongue	glabre	glabre	10-13	6-8	1,5
	90-03	28	20	pauciflore	peu ciliée	15-20	6-8	2,5	oblongue	peu ciliée	peu ciliée	15	7-8	2
	90-04	28	8	pauciflore	fortement ciliée	15-20	6-8	2,5	oblongue	± glabre	± glabre	8-10	5	1,5-2
	90-05	28	20	pauciflore	fortement ciliée	15-18	6-8	2,5	oblongue	ciliée	ciliée	12	7-8	1,5-1,7
	90-06	56	15	pauciflore	très hispide : cils et poils raides fins	8	5	1,6	obovale à arrondie	très hispide	très hispide	10-12	5-6	2
2	*90-07*	56	20	pauciflore	ciliée	22-27	6-9	3	oblongue	ciliée	ciliée	25-28	12-15	env. 2
	90-08	56	18	pauciflore	ciliée	15-20	5-7	> 3	oblongue	ciliée	ciliée	25-28	12-14	2
	90-09	28	+ de 20	pauciflore	ciliée	15-20	4-6	3-4	oblongue	ciliée	ciliée	20-25	10-12	2
	90-10	28	20-25	pluriflore	base ciliée	12-18	5-8	> 2	oblongue	ciliée	ciliée	15-18	8-9	2
	90-11	28	20-25	pauciflore	ciliée	12-18	7-8	1,7-2	oblongue	ciliée	ciliée	15-18	10-12	1,5
	90-12	56	12-15	pauciflore	ciliée	18-20	9-10	2	oblongue	ciliée	ciliée	20-22	8	2,5
	90-14	28	30-40	pauciflore	ciliée	12-15	7-8	1,7-1,9	obl.-obovale	ciliée	ciliée	10-12	7-9	1,5
3	*90-15*	28	15-18	pauciflore	base ciliée, glabre sup.	10-12	4-5	2,5	obl.-obovale	glabre	ciliée	10-12	4-5	2,5
	90-16	28	20-25	pauciflore	base ciliée, glabre sup.	9-11	2-3	3-4	oblongue	glabre	ciliée	12-15	6-8	2,5
	90-17	28	20-25	pauciflore	base ciliée, glabre sup.	15-18	3-5	4-5	oblongue	glabre	glabre	12-15	6-8	2
	90-19	56	20-25	pluriflore	base peu ciliée, glabre sup.	9-12	2-3	> 4	oblongue	glabre	glabre	10-12	3-4	3
	90-21	28	25-30	pauciflore	ciliée	18-20	8-11	env. 2	obl.-obovale	glabre	ciliée	22-27	7-9	env. 3
	90-22	56	12-15	pauciflore	ciliée	10-12	5-6	2	obl.-obovale	ciliée	ciliée	15	8	< 2
4	*90-23*	28	20	pluriflore	base ciliée	18-20	8-9	> 2	obl.-obovale	glabre	glabre	10-14	7-10	1,5
5	*90-24*	28	20	pluriflore	base ciliée	18-20	5-7	env. 3	obl.- obovale	glabre	± glabre	12-15	8-10	1,5
	90-25	28	15-18	pauciflore	ciliée	15-18	3-5	env. 5	oblongue	glabre	glabre	15-17	10-12	1,5
	90-26	28	20-22	pauciflore	ciliée	20-25	6-9	env. 3	oblongue	glabre	glabre	15-18	10-12	1,5
6	*90-28*	28	16-20	pauciflore	ciliée	15-16	4	4	oblongue	glabre	glabre	16	8	2
	90-29	28	25-30	pauciflore	ciliée	22-25	7-8	> 3	oblongue	glabre	± glabre	20-22	10-11	2
	90-30	28	20-25	pauciflore	ciliée	15-20	3-4	5	oblongue	ciliée	ciliée	12-15	6-7	2
7	*90-32*	28	25-30	pauciflore	ciliée	15-20	6-9	2,5	oblongue	ciliée	ciliée	10-12	7-8	1,5
8	*90-33*	28	25	pluriflore	base ciliée, glabre sup.	18-20	8	< 2,2	oblongue	ciliée	glabre	15	6-7	2
9	*90-35*	28	30	pluriflore	base peu ciliée, glabre sup.	20-30	7-8	> 3	oblongue	glabre	glabre	8-10	5-7	1,5

Les nombres chromosomiques nouveaux décelés dans cette population pourraient s'interpréter de la façon suivante : le nombre dodécaploïde 2n = 12x = 84 résulterait du croisement entre un octoploïde à 2n = 8x = 56 et un tétraploïde à 2n = 4x = 28 (non décelé par nous dans cette population, ce qui n'exclut pas sa présence étant donné sa prédominance dans toutes les autres stations étudiées) suivi du doublement du stock chromosomique. Le nouveau taxon ainsi formé semble stable et dynamique; les pollens sont féconds et les mitoses polliniques observées normales. Cette race dodécaploïde (12x) croisée avec l'octoploïde (8x) aurait sans doute donné naissance au cytotype décaploïde (2n = 10x = 70) que nous avons rencontré (l'étude des pollens n'a pu être réalisée).

Ainsi par hybridation introgressive s'est constituée dans cette localité une série polyploïde intraspécifique très polymorphe dans laquelle aucun trait morphologique ne caractérise les différentes races chromosomiques recensées. Il en est de même, dans d'autres stations où tétra- et octoploïdes cohabitent. Les plantes de Tinam illustrent d'une façon remarquable l'équilibre dynamique de cette population lié certainement à un important échange génique entre des individus ne possédant plus le même degré de polyploïdie.

— La population de la station n° 1 semble homogène au point de vue chromosomique (toutes les plantes examinées sont tétraploïdes) et morphologique ; seul l'échantillon *90-06* se distingue nettement des autres individus par deux caractères particuliers :

La plante est entièrement recouverte de poils courts et raides (tiges, feuilles, sépales), mélés aux longs cils typiques de cette espèce (quel que soit le cytotype). Cette hispidité très dense donne à cet individu une couleur grisâtre à vert-grisâtre bien différente de la couleur verte normale de *C. edulis.*

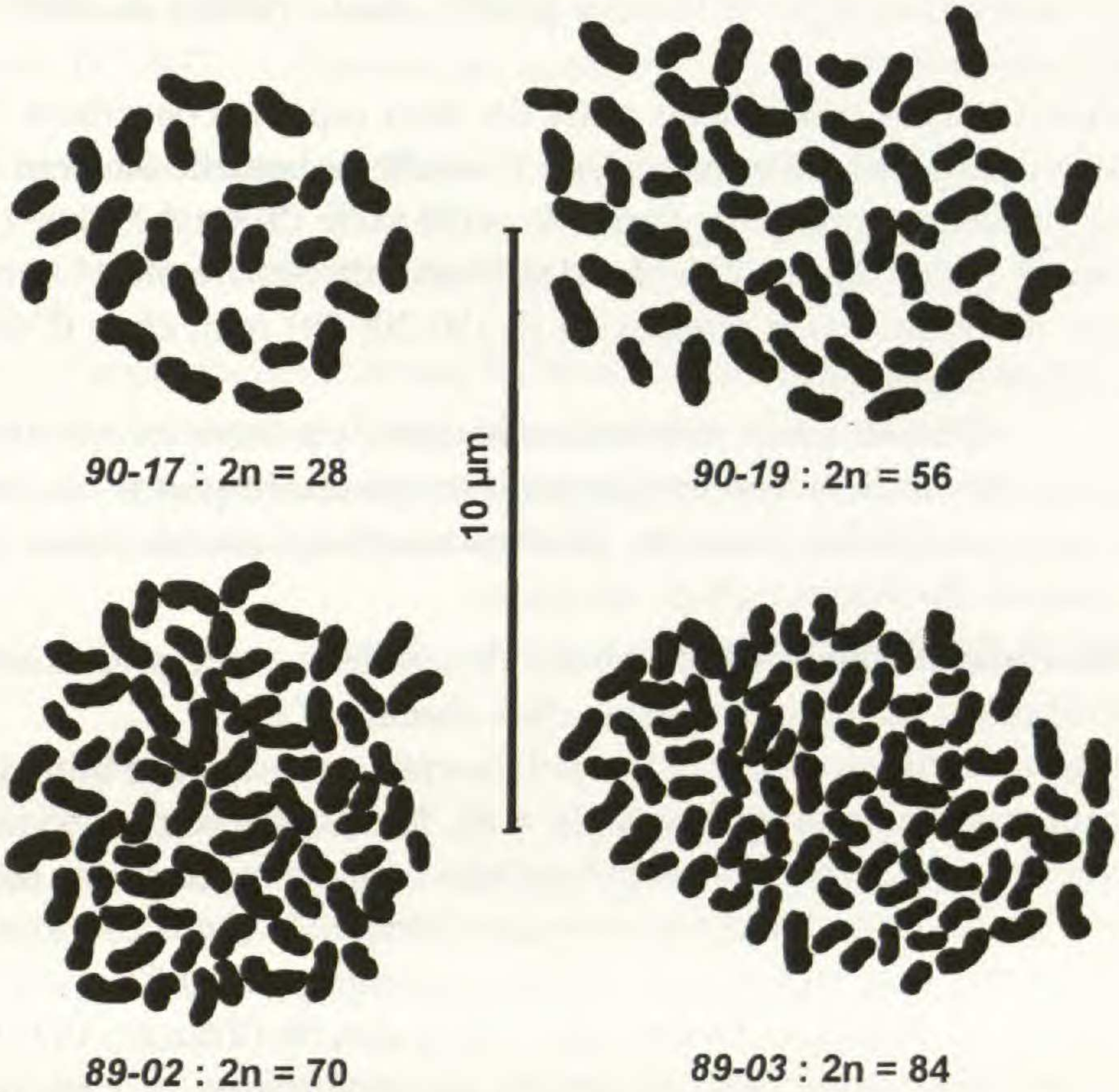
Ses feuilles crénelées sont obovales arrondies (et non oblongues, allongées ou oblongues-obovales), courtes (8 mm) et larges (5 mm). Le rapport L/l n'excède pas 1,6 (supérieur à 2, voire 5 chez la plupart des spécimens de *C. edulis*). N'ayant trouvé qu'une seule plante présentant ces caractères, il ne nous paraît pas opportun de l'isoler actuellement.

Le complexe de *C. edulis* au Yémen apparaîtrait donc comme un complexe autopolyploïde jeune (STEBBINS, 1971) et très polymorphe, avec une différenciation de type sympatrique. Ce groupe évoluerait de manière distincte dans presque toutes les stations, sans doute en raison d'une importante dérive génétique consécutive à l'isolement des diverses populations. A ce premier processus s'ajouterait parfois un phénomène d'introgression qui explique la variabilité morphologique globale de cette espèce et l'absence de critères discriminants caractéristiques des différentes races chromosomiques.

L'étude de la méiose aurait été certes primordiale pour interpréter nos observations et confirmer nos hypothèses. Mais le matériel, fixé directement sur le terrain, ne nous a pas permis d'observer une seule méiose, seulement quelques rares mitoses polliniques et des pollens normaux.

COMPARAISON DE *C. EDULIS* ET DE *C. BORDESIANA*

Compte tenu du polymorphisme de *C. edulis* à travers son aire de distribution, THULIN (1975) a été amené à regrouper sous le vocable *C. edulis* de nombreux taxons décrits sous des noms divers en Afrique. Il met ainsi en synonymie par exemple des taxons, provenant des récoltes de QUARTIN DILLON et PETIT en Ethiopie, rattachés à *C. esculenta* A. Rich., *C. rigidipila* Steud. & Hochst., *C. quartitiana* A. Rich., *C. sarmentosa* Hochst. ex A. Rich. et plusieurs de leurs variétés.



Campanula edulis : différents cytotypes.

Toutefois, dans ce complexe, il restait une espèce, *C. bordesiana* Maire, que THULIN considérait provisoirement comme conspécifique de *C. edulis,* reconnaissant cependant avoir vu trop peu d'échantillons pour statuer avec certitude.

Ces deux orophytes présentent les mêmes exigences vis-à-vis de l'humidité. Cependant, *C. edulis* possède une large distribution géographique, alors que *C. bordesiana* se caractérise par une aire restreinte et morcelée, cantonnée aux deux seuls massifs du Hoggar et du Tibesti, en Afrique du Nord. Cette espèce comprend :

La sous-espèce *bordesiana* (QUÉZEL, 1953), endémique du Hoggar ;

La sous-espèce *tibestica* Quézel, endémique du Tibesti (QUÉZEL, 1957 ; BRUNEAU DE MIRE & QUÉZEL, 1961). Ce dernier taxon, décrit des pelouses culminales humides de l'Emi Koussi et des gorges, se distingue du type par une taille plus réduite, des fleurs légèrement plus grandes (6-8 mm au lieu de 5-6 mm), un calice bordé de poils dressés (et non de cils raides antrorses) et une corolle hérissée de poils raides sur les nervures et le sommet des lobes (caractère qui le rapprocherait légèrement de *C. edulis*). De plus, sur les lapiaz de l'Emi Koussi vit un taxon nain la sous-espèce *tibestica* variété *minuta* Quézel.

La comparaison d'échantillons de *C. bordesiana* Maire subsp. *bordesiana* (n° *78-571*) récoltés au Hoggar sur les berges de l'oued Tarouda vers 2000 m d'altitude (CONTANDRIOPOULOS, 1981), de *C. bordesiana* subsp. *tibestica* Quézel, de *C. bordesiana* subsp. *tibestica* var. *minuta* Quézel [*Quézel s.n.* (MARS.SJ)], de nos récoltes personnelles en 1990 [*Contandriopoulos 90-1* à *90-35* (MARS)] et des

exsiccatas du Conservatoire Botanique de Genève pour *C. edulis* permet de confirmer le statut spécifique très justifié de *C. bordesiana*.

Les caractères discriminants primordiaux entre ces deux espèces concernent :

La présence d'une rosette de feuilles radicales à l'aisselle de laquelle naissent de nombreuses tiges feuillées uniflores, ascendantes, portant des fleurs de petite taille (5-8 mm), chez *C. bordesiana* ;

L'absence de rosette foliaire basale et le développement de tiges feuillées rameuses, pauciflores à pluriflores, produisant des fleurs assez grandes de (8-)10-20(-28) mm, chez *C. edulis*. La forme des feuilles caulinaires diffère également.

Les plantes de *C. bordesiana* subsp. *bordesiana* étudiées s'avèrent morphologiquement et caryologiquement très homogènes, avec un nombre chromosomique dodécaploïde constant de 2n = 84 et une méiose comprenant uniquement des bivalents. Malheureusement, aucune étude caryologique n'a pu être réalisée sur le matériel du Tibesti (subsp. *tibestica*).

Compte tenu des caractéristiques fort distinctes de ces deux espèces, le nombre chromosomique 2n = 12x = 84 ne revêt pas la même signification chez chacune d'elles.

C. edulis constitue un complexe jeune et fort polymorphe, accusant une importante dérive génique, caractérisé par plusieurs races chromosomiques (2n = 28, 56, 70, 84), souvent sympatriques. Les déca- et dodécaploïdes semblent représenter des néopolyploïdes en mélange dans une même population avec des octoploïdes identifiés. Si le nombre chromosomique tétraploïde (2n = 28) domine au Yémen, seule la race octoploïde (2n = 56) a été signalée en Afrique, accompagnée au Kenya d'une espèce annuelle aneuploïde qui en dérive : *C. keniensis* Thulin à 2n = 54 et non 56 (THULIN, 1975).

Chez *C. bordesiana* subsp. *bordesiana*, le nombre chromosomique 2n = 84 correspond, pour nous, à un cytotype relictuel, voire un paléopolyploïde, rare et isolé dans quelques stations du Hoggar.

D'une souche probablement commune ont divergé deux groupes au cours de leur histoire : l'un dynamique en pleine expansion, possédant de nombreuses races chromosomiques polymorphes et en partie sympatriques : le complexe récent de *C. edulis ;* l'autre à caractère relictuel (issu d'une différenciation très ancienne), homogène au Hoggar aussi bien sur le plan morphologique que caryologique, pouvant être assimilé à un paléopolyploïde (niveaux de ploïdie inférieurs disparus ou inconnus : *C. bordesiana* subsp. *bordesiana*.

REMERCIEMENTS : Je remercie le Dr Louis ZELTNER pour ses récoltes de 1989, le Conservatoire botanique de Genève pour les exsiccatas qui m'ont été communiqués ainsi que le Professeur P. QUÉZEL pour m'avoir permis de consulter son herbier et pour les renseignements qu'il m'a donnés.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BRUNEAU DE MIRE, PH. & QUÉZEL, P., 1961. — Remarques taxonomiques et biogéographiques sur la flore des montagnes de la lisière méridionale du Sahara et plus spécialement du Tibesti et du Djébel Marra. *Journ. Agric. Trop. Bot. Appl.* 8 (4-5) : 110-132.

CONTANDRIOPOULOS, J., 1981. — Contribution à l'étude cytotaxonomique du genre *Campanula* en Afrique du Nord et Centrale. *Bol. Soc. Brot.* 58 : 887-906.

FORSSKAL, P., 1775. — *Flora aegyptiaco-arabica*. Havniae.

HEDBERG, I. & HEDBERG, O., 1977. — Chromosome numbers of afroalpine and afromontane angiosperms. *Bot. Not.* 130 : 1-24.

MAIRE, R., 1929. — *Campanula bordesiana* Maire, *in* Contribution à l'étude de la flore d'Afrique du Nord. 16. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* 20 : 188-189.

PODLECH, D., 1986. — Chromosomenstudien an Pflanzen des Sahara-Sindischen Trockengebietes. *Mitt. Bot. München* 22 : 5-20.

QUÉZEL, P., 1953. — Les Campanulacées d'Afrique du Nord. *Feddes Repert.* 56 : 1-65.

QUÉZEL, P., 1957. — Mission botanique au Tibesti. *Mém. Inst. Rech. Sah. Alger,* Mém. 4 : 357.

STEBBINS, G.L., 1971. — *Chromosome evolution in higher plants*. ARNOLD ed., London, 216 p.

THULIN, M., 1975. — *Campanula keniensis* Thulin, *sp. nova,* and notes on allied species. *Bot. Not.* 128 : 350-356.